

Approved For Release STAT
2009/08/31 :
CIA-RDP88-00904R000100130

Dec

Approved For Release
2009/08/31 :
CIA-RDP88-00904R000100130



Вторая Международная конференция
Организации Объединенных Наций
по применению атомной энергии
в мирных целях

A/CONF/15/P/2233
USSR
ORIGINAL: RUSSIAN

Не подлежит оглашению до официального сообщения на Конференции

РИТМИЧНОСТЬ ПОГЛОЩАЮЩЕЙ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
КОРНЕЙ

И.И.Гунар, Е.Е.Крастина и А.Е.Петров-Спиридонов

Скорость поглощения ионов питательных солей изменяется с определенной периодичностью не только в онтогенезе растения, но и в течение суток (1-5). В ряде случаев отмечается в суточном цикле этого процесса чередование периодов поглощения и выделения ионов корнями (2,5,6,7). Причиной суточной ритмичности в поглощении и выделении ионов растениями одни авторы считают периодичность оттока пластических веществ из надземных органов в корни (3,6), другие - изменение дыхания корней (7), третьи - несоответствие скоростей поглощения ионов из наружной среды и дальнейшего их использования в процессах синтеза (5).

Суточная периодичность обнаруживается и в процессе выделения минеральных и органических веществ с пасокой растений (8-10), причем наличие ее ставят в связь с суточным ритмом роста корневой системы (11).

При изучении ритмов с короткими периодами наиболее желательной является непрерывная регистрация интенсивности физиологического процесса, а в случае отсутствия соответствующих методов - по возможности более частая регистрация. Использование радиоизотопного и полярографического методов анализа дало нам возможность регистрировать поглощение и выделение ионов корнями растений с интервалами в 1 час, а выделение меченых фосфатов и сульфатов с пасокой - с интервалами в 15 минут. Опыты проводили в лаборатории искусственного климата при регулировании температурных и световых условий выращивания растений, что позволило

2615-22

25 YEAR RE-REVIEW

-2-

нам выяснить роль внешних и внутренних факторов в ритмичности изучаемых процессов.

М е т о д и к а

В опытах использовалась питательная смесь Кнопа следующего состава:

	г/л	ммоль/л
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	0,572	3,50
KNO_3	0,143	1,41
KH_2PO_4	0,143	1,05
KCl	0,071	0,95
MgSO_4	0,143	1,19

Растения выращивали в водной культуре при 1/10-1/5 концентрации этой смеси, сменяемой 1-2 раза в неделю. В большинстве случаев исследовали ритмичность поглощения и выделения ионов каждым растением в отдельности, поэтому в опыт брали растения с хорошо развитой корневой системой, а объем сосудов с испытуемыми питательными растворами был по возможности небольшим (200-1000 мл). Каждый опыт проводился в течение 10-30 часов. Во время опытов температурные условия поддерживались постоянными, а освещение давалось или непрерывное (люминесцентные лампы марки ДС-30) или с чередованием света и темноты, соответствующим световому режиму выращивания растений до опыта.

В опытах использовали следующие растения: подсолнечник (Саратовский 10, ВНИИМК № 1646 или № 6540), фасоль (Сакса без волокна), соя (Амурская 41), томаты (Лучший из всех) и овес (Московский А-345).

При использовании радиоактивных изотопов на 1 л питательного раствора вносили: 20-40 мккюри P^{32} (в виде Na_2HPO_4) или 100-250 мккюри S^{35} (в виде Na_2SO_4). Для определения активности растворов пробы по 0,2 или 0,3 мл брали с тройной повторностью. Они помещались в металлические штампованные чашечки диаметром 19 мм, на дно которых предварительно помещали кружки фильтровальной бумаги для равномерного распределения раствора по дну чашечки. Пробы высушивали, после чего в них определяли активность на торцовом счетчике установки типа Б. По изменению активности проб за 1 час контакта раствора с корневой

-3-

системой судили о поглощении или выделении фосфатов или сульфатов корнями растения.

При одновременном определении поглощения растением меченых фосфатов и сульфатов пробы питательного раствора просчитывали дважды: сначала определяли суммарную активность P^{32} и S^{35} потом над чашечкой с пробой помещали металлическую пластинку (вес 20 мг/см^2), которая задерживала излучение S^{35} и лишь частично снижала активность P^{32} . В величину активности P^{32} вводили эмпирическую поправку на частичную задержку излучения пластинкой. По разности определяли активность S^{35} .

Пробы пасоки для определения активности меченых фосфатов и сульфатов собирали в такие же металлические чашечки, какие использовались для проб питательного раствора. Для этого после срезания надземной части растений к пенькам прикрепляли через резиновые трубки капиллярные сифончики, из которых пасока вытекала по каплям в металлические чашечки, сменяемые через определенные интервалы времени. После высушивания пасоки чашечки помещали под торцовый счетчик для определения активности проб. В некоторых случаях, когда объем выделяемой пасоки был очень небольшим, использовали другой способ сбора пасоки. На срез растения накладывали кружок фильтровальной бумаги диаметром 18 мм. Выделяющаяся пасока впитывалась в этот кружок. Через 15 минут смоченный пасокой кружок помещали в металлическую чашечку (вверх стороной, обращенной к срезу), а на срез накладывали другой кружок.

Пробы питательных растворов для полярографического определения нитратов, калия и кальция отбирали с двойной повторностью и объемом 2 или 5 мл, разбавляли дистиллированной водой до 10 мл, заливали толуолом и хранили в прохладном месте до анализа. По изменению содержания этих ионов в питательном растворе высчитывали поглощение или выделение их корнями. Пробы пасоки для определения в ней нитратов, калия и кальция собирали через капиллярный сифон в мерные колбочки на 10 мл, сменяемые через каждый час. Пасоку, собранную за час, разбавляли дистиллированной водой до 10 мл и заливали толуолом. По концентрации нитратов, калия и кальция в этих пробах высчитывали количество этих веществ, выделенных с пасокой за 1 час.

-4-

Точность определения меченых фосфатов и сульфатов в пробах питательного раствора составляла $\pm 2\%$, а точность полярографического определения калия $\pm 4\%$, кальция $\pm 10\%$ и нитратов $\pm 1\%$.

Результаты и их обсуждение

Нами было проведено две серии опытов. В первой растения как до опыта, так и во время опыта находились в одинаковых условиях минерального питания и не подвергались дополнительным воздействиям в опытный период. В этой серии опытов устанавливались нормальные ритмы поглощения различных ионов из питательного раствора Кнопа и нормальная ритмичность в выделении ионов с пасокой растений. Во второй серии опытов корни растений подвергались кратковременным воздействиям химическими или тепловыми раздражителями. В этих опытах была сделана попытка подойти к объяснению причин, обуславливающих ритмичность деятельности корней. Результаты первой серии опытов частично уже опубликованы (12), поэтому в данной работе приводится лишь неопубликованный экспериментальный материал и основные выводы по первой серии опытов. Результаты второй серии рассматриваются более полно.

Ритмичность поглощения ионов корнями и выделения их с пасокой у растений, находящихся на питательной смеси Кнопа

Анализ суточной динамики поглощения ионов различными растениями показал, что этому процессу присуща ритмичность с периодом, значительно меньше суток. В течение суток отмечено 4-6 периодов в поглощении фосфатов, сульфатов, нитратов, калия и кальция. Каждый период включает один максимум и один минимум, причем последний представляет собой или слабое поглощение или выделение ионов корнями в наружный раствор (рис. 1-6). Далее необходимо было установить, влияет ли на ритм поглощения ионов корнями световой режим выращивания растений. Опыты проводили с подсолнечником и фасолью; определяли ритмичность поглощения меченых фосфатов этими растениями. Подсолнечник выращивали на 12-часовом дне и при непрерывном освещении. В одном опыте фасоль выращивали при режимах: 1) 12 часов света + 12 часов темноты; 2) 16 часов света + 8 часов темноты. В другом опыте фасоль выращивали при следующих режимах: 1) 6 часов света + 6 часов темноты; 2) 12 часов света + 12 часов темноты; 3) 24 часа света + 24 часа темноты.

2015-22

-5-

Результаты этих опытов позволяют сделать вывод, что световой режим выращивания растений не влияет на ритмичность поглощения фосфатов подсолнечником и фасолью. Как видно из рисунков 1-3, на которых представлена часть данных этих опытов, характер кривых поглощения фосфатов фасолью и подсолнечником сохранялся одинаковым при всех световых режимах.

Существенным образом не сказывается световой режим и на ритмичности поглощения корнями нитратов, калия и кальция, на что указывают наши данные по томатам, выращенным на 12- и 16-часовом дне (12). Можно лишь отметить, что томаты на длинном дне имели большую амплитуду колебаний в количестве поглощенных ионов в разные часы суток и меньшую равномерность периодов.

Таким образом, все изученные нами ионы поглощались растениями с определенной ритмичностью, не зависящей от внешних факторов и имеющей период в несколько часов. Подобная ритмичность обнаружена рядом авторов и для других физиологических процессов: фотосинтеза (13-16 и др.), транспирации (13,17,18), дыхания (19) и др.

Ритмичность с периодом в несколько часов не может быть объяснена онтогенетическим и филогенетическим приспособлением растений к условиям внешней среды, поскольку ни один фактор среды не изменяется с такой периодичностью, как указанные физиологические процессы. Мы полагаем, что причиной такой внутренней обусловленной ритмичности является двухфазный характер (возбуждение - торможение) ответных реакций организма на любые раздражения: внутренние и внешние, прерывистые и непрерывные. Благодаря рефракторному периоду, во время которого ткани и органы растения не способны реагировать на раздражение, периоды их возбуждения закономерно сменяются периодами торможения, вследствие чего течение физиологического процесса приобретает пульсирующий, ритмический характер. Как будет показано ниже, такое предположение в общем подтверждается нашими исследованиями.

Сравнительное изучение раздражимости у животных и растений в течение последнего столетия позволило установить глубокие черты сходства в этом отношении между двумя царствами живой природы (20). Все главные качественные и количественные зако-

2615-22

-6-

номерности в реакциях на раздражения оказываются общими для животных и растительных объектов (однотипные качественные реакции животной и растительной протоплазмы на физические и химические раздражения; порог раздражения; количество раздражения; био-электрические токи; фазы возбуждения; лабильность и хроноксия и т.п.). Поэтому мы считаем вполне правомерными дальнейшие поиски еще более глубоких черт сходства между раздражимостью животных и растений.

Ионы минеральных солей еще со времен Рингера, Лёба и Остергаута считаются регуляторами коллоидно-химического и функционального состояния животных и растительных тканей. Любой физиологический процесс у животных и растений нормально протекает только при определенных ионных соотношениях во внешней и внутренней среде. Электрическая полярность животных и растительных тканей определяется, по-видимому, в основном распределением в них ионов. До сих пор наиболее разработанной является ионная теория возбуждения, основы которой были даны Чаговцом, Нернстом и Лазаревым. Все это говорит о том, что ионный состав растительных клеток, тканей и органов должен иметь решающее значение для их функционального состояния и жизнедеятельности. Однако до сих пор в физиологии растений этому придается несравненно меньшее значение, чем в физиологии животных, несмотря на блестящие работы Остергаута, Холодного (21) и др. (22, 23) по антагонизму ионов и физиологической уравниваемости питательных растворов для растений. В этих работах были установлены чрезвычайно важные статические закономерности ионного состава растворов, его влияния на урожай и т.д., но сущность действия ионов на самую протоплазму изучалась и трактовалась исключительно с коллоидно-химической точки зрения. Однако многие факты не укладывались в эти представления. Особенно поразительными были установленные Мэзия и Кларком (23) быстрые изменения "емкости поглощения" протоплазмы в отношении кальция при различных ее раздражениях (деплазмолиз, электрический ток, рентгеновы и ультрафиолетовые лучи и др.). То же наблюдали Трубецкова и Рупчева (24) под влиянием азокрасителей. Крупнейший советский физиолог Д.А.Сабинин писал по этому поводу: "Сейчас едва ли можно подойти к объяснению механизма этой зависимости емкости поглощения протоплазмы от жизнедеятельности клетки" (23, стр.76).

2615-22

-7-

Однако еще в 1902-1904 гг. Овертон установил, что животные ткани при возбуждении выделяют в среду ионы калия и фосфорной кислоты и поглощают ионы натрия и хлора. С тех пор это явление было многократно подтверждено на самых различных животных объектах. Была установлена обратимость этого процесса, т.е. поглощение ионов калия и фосфорной кислоты и выделение ионов натрия и хлора при переходе тканей в состояние покоя. Это явление получило в общей физиологии название "ионного насоса" (25,26).

Явление, сходное с "ионным насосом", было обнаружено нами при одновременном анализе поглощения калия и кальция томатами, подсолнечником и фасолью. У всех растений наблюдалась зеркальность кривых поглощения калия и кальция, т.е. во время поглощения калия из корней выделяется кальций, а во время поглощения кальция - выделяется калий (рис.5). Противоположный ход кривых поглощения калия и кальция сохранялся при различных температурах питательного раствора, как показал опыт с подсолнечником. Растения переносили в свежие питательные растворы в различной температурой: 5-10, 15-18, 25 и 35°. Эти температуры растворов поддерживали далее в течение всего опыта, длившегося 10 часов. Температура воздуха для всех растений была 25°. Результаты опыта показали, что при всех температурах питательного раствора сохраняется зеркальность кривых поглощения калия и кальция (рис.7).

Для фосфатов и сульфатов подобного явления нами не обнаружено. У одних растений наблюдалась зеркальность, у других параллельность, у третьих - в одни часы наблюдалась зеркальность, а в другие параллельность кривых поглощения фосфатов и сульфатов (рис.4).

Различия между катионами и анионами отмечены нами и при анализе ритма выделения их с пасокой растений. Выделение фосфатов и сульфатов с пасокой подсолнечника, фасоли и томатов имеет суточную периодичность с максимумом в дневные часы и минимумом в ночные (рис.8). В подаче калия и кальция с пасокой наблюдается 2-3 максимума и минимума в течение суток, причем максимумы в подаче калия и кальция не совпадают во времени.

При взятии проб пасоки через каждые 15 минут обнаружилась ярко выраженная пульсация в подаче меченых фосфатов и сульфатов (продолжительность периода - 30-60 минут). Аналогичное явление

-8-

наблюдалось нами и при исследовании скорости "плача" растений (12). Следовательно, подача воды и минеральных веществ с пасокой растений имеет импульсную ритмичность с небольшой амплитудой и коротким периодом наряду с суточной периодичностью (рис.9). Подобная импульсная ритмичность отмечена рядом авторов и для других физиологических процессов (15,27-32). Обычно при объяснении причины такой пульсации авторы ссылаются на ритмичность другого процесса, но это не решает вопроса. Мы считаем, что только с позиций учения о раздражимости растений можно правильно объяснить пульсирующий характер физиологических процессов (периодическое изменение текущего функционального состояния растительных тканей).

Ритмичность поглощения ионов корнями и выделения их с пасокой растений при различном соотношении одновалентных и двувалентных катионов в питательном растворе

В физиологии животных хорошо известен так называемый закон Лёба, который является обобщением исследований по возбудимости мышц в растворах различных солей. Согласно этому закону, возбудимость мышцы зависит от отношения концентраций одновалентных и двувалентных катионов; если это отношение возрастает, возбудимость мышцы увеличивается, если отношение уменьшается, то возбудимость падает. Дальнейшие исследования показали широкую приложимость закона Лёба к явлениям раздражимости животных тканей.

Растительные ткани дают сходную реакцию на одновалентные и двувалентные катионы. Работами Н.Г.Холодного (21) было установлено, что одновалентные катионы подавляют реакцию корней на геотропические раздражения. Это действие одновалентных катионов нейтрализуется прибавлением двувалентных катионов, особенно кальция. Исходя из этого, нам казалось интересным изучить влияние различного соотношения одновалентных и двувалентных катионов в питательном растворе на ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней.

Мы в своих опытах использовали питательные растворы, содержащие в различных соотношениях катионы калия, аммония и кальция. Контролем была питательная смесь Кнопа (1/5 нормы по концентрации). Все опытные растворы содержали одинаковые количества азотнокислого аммония (0,6 ммоль/л) и фосфорнокислого аммония (0,2 ммоль/л), в виде которых вносили одинаковое с контролем

2015-22

-9-

количество азота и фосфора. Разные отношения одновалентных и двухвалентных катионов в опытных смесях создавали внесением различных количеств хлористого калия и хлористого кальция (табл. 1).

Таблица 1

Схема опыта

№ ва-риан-та	Ммоль на 1 л раствора			Калий + аммоний кальций
	солей аммо-ния	KCl	CaCl ₂	
1	0,8	1,0	0	∞
2	0,8	0,8	0,2	8,0
3	0,8	0,5	0,5	2,6
4	0,8	0,2	0,8	1,25
5	0,8	0	1,0	0,8
контроль -	-	-	-	0,74

Опытными растениями были фасоль и подсолнечник, выращенные предварительно на питательной смеси Кнопа; повторность опыта - трехкратная. Исследовали поглощение корнями и выделение с пасокой меченых фосфатов, калия и кальция. В остальном методика работы была такая же, как и в первой серии опытов.

Опыты показали, что при всех соотношениях одновалентных и двухвалентных катионов в питательных растворах сохранялось чередование поглощения и выделения корнями меченого фосфора. Однако при избытке одновалентных катионов (варианты 1-3) наблюдалось увеличение амплитуды колебаний в количестве поглощенного меченого фосфора в отдельные часы суток и особенно усиление выделительной функции корней (рис. 10). В результате растения этих вариантов поглощали за сутки из питательных растворов меньше фосфатов, чем контрольные растения. Подобные результаты были получены и в другом опыте, где растения фасоли подвергали анализу на радиоактивность после 46 часов пребывания их на опытных растворах и контрольной смеси с меченым фосфором. В каждом варианте было по 15 растений, расчлененных во время уборки на отдельные органы: корни, пластинки листьев, черешки и стебли. Активность определялась в навесках воздушно-сухого материала (100 мг) с тройной повторностью. Результаты подтвердили вывод об ослабленном поглощении фасолью меченого фосфора из питатель-

2615-22

-10-

ных растворов, имеющих избыток одновалентных катионов (табл.2).

Таблица 2

Накопление меченого фосфора фасолью за 46 часов пребывания на питательных растворах с разным соотношением одновалентных и двухвалентных катионов (в % от контроля)

№, вариан- та	K+NH ₄ Ca	Пластины листьев	Стебли + черешки	Корни	Всё расте- ние
1	∞	55,1	65,8	48,1	52,0
2	8,0	69,4	77,2	60,0	64,5
3	2,6	85,3	83,1	77,6	80,4
4	1,25	84,6	83,3	88,1	86,6
5	0,8	82,5	105,4	37,9	88,1

Поглощение калия и кальция из питательных растворов с разным соотношением одновалентных и двухвалентных катионов изучалось в опыте с подсолнечником. Опыт показал, что не только фосфаты, но и калий плохо поглощается растениями при отсутствии двухвалентных катионов в питательном растворе. Замена части калия на кальций (варианты 2-4) положительно сказывалась на поглощении растениями калия. Необходимо подчеркнуть, что во всех случаях сохранялось чередование поглощения и выделения калия корнями, хотя и с меньшей равномерностью в длине периодов и амплитуде колебаний при неуравновешенных растворах по сравнению с уравновешенными. В варианте 5, в котором питательный раствор первоначально не содержал калия, наблюдалось сильное выделение его из корней растений в первый час опыта, после чего содержание калия в растворе то увеличивалось, то уменьшалось вследствие обратного поглощения и выделения. В питательном растворе без кальция (вариант 1) обнаруживались через каждые 5-6 часов небольшие количества кальция за счет периодического выделения их из корней. Выделенный кальций быстро поглощался вновь, и в течение нескольких часов его присутствие в растворе не обнаруживалось; далее опять появлялось небольшое количество кальция в растворе и т.д. Таким образом, и в данном случае периоды выделения кальция из корней

26/5-23

-II-

наступали с определенной ритмичностью.

Следовательно, под влиянием такого химического раздражителя, каким является неуравновешенный питательный раствор с избытком одновалентных катионов, усиливается выделительная функция корней по отношению к фосфатам и калию, в результате чего суммарное поглощение этих ионов за сутки резко сокращается. Однако ритмичность процесса поглощения и выделения ионов корнями сохраняется при всех соотношениях одновалентных и двухвалентных катионов в питательном растворе.

Анализ пасоки растений этой серии опытов на содержание меченого фосфора, калия и кальция дал результаты, вполне согласующиеся с данными по поглощению этих ионов корнями. При избытке ионов калия и аммония в питательных растворах резко ослабляется выделение фосфатов и калия с пасок растений (рис. 11-13). Растения вариантов 1-3 содержали в пасоке значительно меньше фосфатов и калия по сравнению с растениями других вариантов, особенно в дневные часы. Суточный ритм подачи фосфатов с пасок растений, ярко выраженный при нормальном соотношении одновалентных и двухвалентных катионов в питательной среде (контроль и варианты 4 и 5), нарушался при избытке калия и аммония в растворах (варианты 1-3). У подсолнечника обеднение пасоки фосфатами под влиянием неуравновешенного раствора наступало в самом начале опыта (рис. 11), у фасоли - во вторую половину суток (рис. 12).

Очень интересным является тот факт, что при наличии в питательной смеси только одновалентных катионов калия и аммония (вариант 1) в пасоке подсолнечника и фасоли содержалось меньше калия, чем при отсутствии калия в питательной среде (вариант 5). Следовательно, калий, ранее запасенный корнями при предварительном выращивании растений на смеси Кнопа, лучше выделяется с пасок растений, лишенных калия в наружном растворе, но находящихся на уравновешенном питательном растворе, чем с пасок растений, находящихся на неуравновешенном растворе, хотя бы и содержащим в избытке ионы калия (рис. 13).

Выделение кальция с пасок растений было наибольшим в варианте 3, т.е. при одновременном присутствии в питательном растворе ионов калия и кальция. Как отсутствие кальция в питательном растворе (вариант 1), так и отсутствие калия (вариант 5) сказывалось отрицательно на содержании кальция в пасоке подсолнечника и фасоли (рис. 14).

2615-22

-12-

Следовательно, при помещении корней в неуравновешенные питательные растворы с избытком катионов калия и аммония растения реагируют не как простые осмотические или коллоидно-химические системы. Несмотря на избыток калия в наружном растворе, поглощение его корнями почти не превышает выделения, вследствие чего пасока растений обедняется ионами калия. Аналогичная картина наблюдается и с фосфатами, которые слабо поглощаются и подаются с пасок растений, находящихся на неуравновешенных растворах. Как мы уже отмечали, для животных тканей установлено, что при возбуждении они выделяют в наружную среду ионы калия и фосфатов и поглощают ионы натрия и хлора. Можно предположить, что наблюдаемое нами усиление выделительной функции корней по отношению к калию и фосфатам также является ответной реакцией растения на возбуждение, вызванное суммарным действием одновалентных катионов калия и аммония. Это предположение подтверждается нашими дальнейшими опытами, в которых растения подвергали воздействию другими раздражителями (резкая смена температур питательного раствора, внесение в питательную смесь хлористого кадмия и других ядов). Эти опыты не только подтвердили, что корни при возбуждении выделяют в среду калий, но и показали усиление поглощательной функции корней в отношении кальция в этот период.

Температурным воздействиям подвергали корни подсолнечника, выращенного при температурном режиме: 21-23° днем и 15-16° ночью. Растения переносили с питательного раствора с температурой 20° (в 9 часов утра) на растворы с температурой 5, 15, 25 и 35°. Эти температуры растворов поддерживались далее в течение всего опыта. Анализ питательных растворов на содержание калия и кальция показал следующее. При резком изменении температуры питательного раствора корни выделили калий и поглотили кальций, вследствие чего в первый час опыта как в варианте с 5°, так и в варианте с 35° концентрация калия в питательном растворе увеличилась, а концентрация кальция уменьшилась. В варианте с 15° в первый час не наблюдалось выделения калия из корней, а в варианте с 25° корни в это время даже поглотили небольшое количество калия (рис.7). Следовательно, при резком изменении температуры питательного раствора как в сторону понижения (5°), так и в сторону повышения (35°) корни выделяют калий и поглощают кальций. Изменение температуры в пределах обычного колебания

26/5-22

-13-

между дневной и ночной температурой при выращивании растений не вызывает такой реакции. Одинаковая реакция растений на резкое понижение и резкое повышение температуры доказывает неспецифичность ответной реакции корней на внешние раздражения.

Влияние хлористого кадмия на поглощение калия и кальция растениями

Нами определялось влияние хлористого кадмия на поглощение и выделение ионов калия и кальция подсолнечником и фасолью. Известно, что хлористый кадмий в концентрации $10^{-3}M$ прекращает движение протоплазмы растительных клеток (33). Скорость движения протоплазмы является хорошим показателем функционального состояния клеток, поэтому ее изменение под влиянием хлористого кадмия указывает на то, что это вещество - сильный раздражитель растительных тканей.

Растения, выращенные на питательной смеси Кнопа, помещали на растворы хлористых солей калия и кальция, взятых в парном сочетании и отдельно; растворы содержали 40 мг/л калия и 20 мг/л кальция. В эти растворы вносили хлористый кадмий в концентрациях $1 \cdot 10^{-3}M$ и $0,5 \cdot 10^{-3}M$ в опыте с подсолнечником и $1 \cdot 10^{-3}M$, $1 \cdot 10^{-4}M$ и $1 \cdot 10^{-5}M$ в опыте с фасолью. Пробы питательных растворов брали в течение 10 часов с интервалами в 1 час.

Необходимо отметить, что подсолнечник через 2-3 часа после перенесения на растворы с хлористым кадмием потерял тургор. Фасоль оказалась в этом отношении более устойчивой. Некоторая потеря тургора ее листьями отмечалась только через 4-5 часов. Сравнение результатов по поглощению ионов подсолнечником и фасолью также выявило большую чувствительность подсолнечника к хлористому кадмию. Под влиянием этого вещества корни подсолнечника сильно выделяли калий и поглощали кальций; в растворе, содержащем первоначально 40 мг/л калия и 20 мг/л кальция, концентрация калия в течение всего опыта была выше исходной, а концентрация кальция упала почти до нуля (рис.15). Эффект возрастал с увеличением дозы хлористого кадмия. Нормальный ритм поглощения калия и кальция не восстанавливался у подсолнечника до конца опыта.

У фасоли эффект от $10^{-3}M$ хлористого кадмия был значительно слабее, чем у подсолнечника; сильного выделения калия корнями не

-14-

наблюдалось. Фасоль этого варианта в одни часы поглощала, в другие - выделяла калий, но поглощение и выделение калия шло с одинаковой интенсивностью, в результате чего исходная и конечная концентрация калия в растворе были одинаковыми (рис.16). Кальций поглощался фасолью этого варианта, но в значительно меньшей степени, чем подсолнечником (рис.16).

Снижение концентрации хлористого кадмия в 100 раз ($10^{-5}M$) изменило реакцию фасоли на этот раздражитель: поглощение калия усилилось, а поглощение кальция уменьшилось по сравнению с контролем, тогда как высокая доза ($10^{-3}M$) оказывала противоположный эффект (рис.16). Промежуточная доза хлористого кадмия ($10^{-4}M$) почти не оказывала действия на поглощение калия и кальция фасолью (поэтому данные этого варианта не приводятся на рис.16 и 16 а). Такой эффект различных концентраций хлористого кадмия на поглощение ионов фасолью получен не только на смеси хлористых солей калия и кальция, но и на растворе одного хлористого калия. При концентрации хлористого кадмия $10^{-3}M$ поглощение калия фасолью из раствора хлористого калия было ослаблено, при $10^{-5}M$ - усилено по сравнению с контролем (хлористый калий без кадмия).

Таким образом, опыты с воздействием на корневую систему хлористого кадмия подтверждают наш вывод о том, что при сильном раздражении корни растений высвобождают калий и поглощают кальций в количествах, превышающих поглощение и выделение этих ионов при нормальном функционировании корней.

Зеркальность поглощения и выделения калия и кальция корнями при нормальных условиях питания, усиление выделительной функции корней по отношению к ионам калия и фосфатов под влиянием избытка одновалентных катионов, выделение калия и поглощение кальция корнями под влиянием теплового раздражения и высоких концентраций хлористого кадмия - все это позволяет заключить, что ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней обусловлена периодическими изменениями их функционального состояния (возбуждение - торможение) и что при этом явление "ионного насоса" играет такую же роль, как и в животных тканях.

В ы в о д ы

Частый или непрерывный учет при стационарных условиях динамики физиологических процессов показывает, что они, как правило, протекают ритмично. До сих пор в физиологии растений нет общего

26/5-22

-15-

объяснения природы этих ритмов. В результате своих исследований деятельности корневой системы авторы предлагают общую теорию ритмов, основанную на раздражимости растений.

Установлена ритмичность с периодом в несколько часов в поглощении корнями фосфатов (P^{32}), сульфатов (S^{35}), а также нитратов, калия и кальция (полярографическим методом). Через каждые 2-4 часа усиленное поглощение определенного иона сменяется слабым поглощением или выделением его в раствор. Как правило, максимум в поглощении калия совпадает во времени с выделением кальция в раствор и, наоборот, при усиленном поглощении кальция выделяется калий (зеркальный ход кривых).

Подача фосфатов и сульфатов с пасок растений имеет суточную периодичность и, кроме того, импульсную ритмичность с периодом 30-60 минут. В подаче калия и кальция с паской в течение суток наблюдается 2-3 максимума и минимума, причем как максимумы, так и минимумы в подаче калия и кальция не совпадают во времени.

Ритмичность в деятельности корней сохраняется при разных условиях светового режима, температуры и питания, но продолжительность периодов и особенно амплитуда колебаний изменяются при неблагоприятных условиях. Нормальные по продолжительности и амплитуде ритмы поглощения и выделения ионов корнями сохраняются только при определенных соотношениях концентраций одно- и двухвалентных катионов (главным образом калия и кальция) в питательном растворе. Относительное увеличение концентрации одновалентных катионов (калия и аммония) увеличивает амплитуду ритмов, ослабляет поглощение и усиливает выделение ионов, в том числе и одновалентных.

Ритмичность в подаче ионов с паской растений также нарушается при неблагоприятном солевом составе питательного раствора. При преобладании одновалентных катионов резко ослабляется подача фосфатов, калия и кальция с паской.

Резкое изменение температуры питательного раствора от нормальной (25°) как в сторону понижения (5°), так и повышения (35°), вызывает усиленное выделение корнями калия и поглощение кальция. Еще более резко это явление обнаруживается при действии сильных раздражителей (хлористый кадмий).

Обратные отношения в поглощении и выделении корнями калия

2645-22

-16-

и кальция как при нормальных условиях, так и при сильных раздражениях, имеют большое сходство с явлением "ионного насоса" в животных тканях.

Ритмические изменения физиологических процессов у растений в стационарных условиях создаются, как и у животных, периодическими изменениями функционального состояния их тканей и органов. Благодаря рефрактерному периоду, во время которого ткани и органы растения не способны реагировать на раздражения, периоды их возбуждения закономерно сменяются периодами торможения. Вследствие этого даже при постоянных условиях среды и непрерывно действующем раздражителе физиологический процесс делится на ряд следующих друг за другом импульсов. Отсюда - чередование поглощения и выделения ионов корнями, пульсация в подаче ионов с пазокой, противоположность изменений в поглощении и выделении калия и кальция, большая отдача калия и связывание кальция при сильном раздражении (перевозбуждении).

Л и т е р а т у р а

1. Домонтович М., Грошенков А. Свет и корневое питание. Сообщение 3-е. Действие света при кратковременных опытах в связи с проблемой суточной периодичности корневого питания. Науч.-агрономич. журн., 1930, 3, 189-197
2. Качиони-Вальтер Л.С. К динамике корневого питания. II. Ход поглощения калия и фосфора овсом за короткие сроки. Тр. ВИУАА, 1935, 8, 149-166
3. Потапов Н.Г. Влияние светового режима на поступление минеральных веществ в растение. Вестн. с.-х. науки. Агротехника, 1940, 2, 71-97
4. Hanson J.B., Biddulph O. The diurnal variation in the translocation of minerals across bean roots. Plant Physiology, 1953, 28, 356-370
5. Зайцева М.Г. Исследование процессов поглощения азота и фосфора корневыми системами растений Памира в связи с температурным и световым режимом высокогорий. Тр. Ин-та ботаники АН Таджикской ССР, 1956, 47, 3-63
6. Ахромейко А.И. О выделении корнями растений минеральных веществ. Изв. АН СССР, сер. биол., I, 1936, 245-254
7. Глобин П.Д. Участие транспирации в поглощении минеральных солей растениями. Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытат., 1938,

-17-

67, вып.3, 3-25

8. Pierre W.H., Pohlman G.G., Preliminary studies of the exuded plant sap and the relation between the composition of the sap and the soil solution. J. of the Amer. Soc. of Agronomy, 1933, 25, 144-160
9. Трубецкова О.М., Шидловская И.Л. Изучение суточной периодичности деятельности корневой системы. Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР, 1951, 7, 273-290
10. Мокроносов А.Т., Иванова Л.В., Зольникова В.П. Синтез аминокислот в корнях картофеля в разные часы суток и при разных фотопериодах. Тезисы докл. на II делегатском съезде Всес. ботан. о-ва. Секция физиол. раст., 1957, II, 105-106
11. Трубецкова О.М. Суточная периодичность деятельности корневой системы и механизм "плача" растений. Тезисы докл. на II делегатском съезде Всес. ботан. о-ва. Секция физиол. растений, 1957, II, 107-109
12. Гунар И.И., Крастина Е.Е., Петров-Спиридонов А.Е. Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней. Изв. ТСХА, 1957, 4, 181-206
13. Кекух А.М. К вопросу о связи процессов ассимиляции и транспирации у сельскохозяйственных растений. Изв. АН СССР, сер. Биол., 1938, 5-6, 1111-1120
14. Waugh J.G. Some investigations on the assimilation of apple leaves. Plant Physiology, 1939, 14, 463-477
15. Оканенко А.С. Фотосинтез и урожай. Изд. АН УССР, Киев, 1954
16. Беликов П.С., Моторина М.В. О суточных ритмах фотосинтеза. Тезисы докл. на 2-й Всес. конференции по фотосинтезу, 1957, 83-84, Изд. МГУ
17. Curtis C.C. Some observations on transpiration. Bulletin of the Torrey Botanical Club., 1902, 29, 360-373
18. Lloyd F.E. The physiology of stomata. Carnegie Institute Washington, 1908, 82, 1-142
19. Brown F.A., Freeland R.O., Ralph C.L. Persistent Rhythms of O₂-consumption in potatoes, carrots and the seaweed, Fucus. Plant Physiology, 1955, 30, 280-292

2015-22

20. Гунар И.И. Проблема раздражимости растений и дальнейшее развитие физиологии растений. Изв. ТСХА, 1953, 2, 3-26
21. Холодный Н.Г. Избранные труды, 1, 59-136. Изд.АН УССР, 1956
22. Сабинин Д.А. Минеральное питание растений. Изд.АН СССР, 1940
23. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений. Изд. АН СССР, 1955
24. Трубецкова О.М., Рупчева И.А. Разрушение лабильных соединений кальция с компонентами плазмы. Тр. Ин-та физиол. растений АН СССР, 1949, 6, 268-275
25. Трошин А.С. Проблема клеточной проницаемости. Изд. АН СССР, 1956
26. Коштыяц Х.С. Проблема передачи нервных воздействий и нейро-гуморальных отношений на XX Международном физиологическом конгрессе. Успехи современной биологии, 1956, 42, 255-288
27. Maximow N.A., Krasnosselsky-Maximow T.A. Schwankungen im Verlauf der Photosynthese. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1928, 46, 383
28. Карманов В.Г., Пумпянская С.Л. Изучение суточного хода транспирации у хлопчатника. Биофизика, 1956, 1, 43-48
29. Huber B., Miller R. Methoden zur Wasserdampf- und Transpirationsregistrierung im laufenden Luftstrom. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, 1954, 67, 222-233
30. Arland A. Ein Beitrag zur Anwelkmethode. Leipzig, 1956
31. Stålfelt M.G. Pulsierende Blattgewebe. Planta, 1922, 7, 720
32. Lambertz P. Untersuchungen über das Vorkommen von Plasmodemen in den Epidermisaußenwänden. Planta, 1954, 44, 147.
33. Смирнова Н.А. Обратимые изменения токов протоплазмы элодеи при блокировании и восстановлении сульфгидрильных групп. Физиол. растений, 1955, 2, 578-580

2615-22

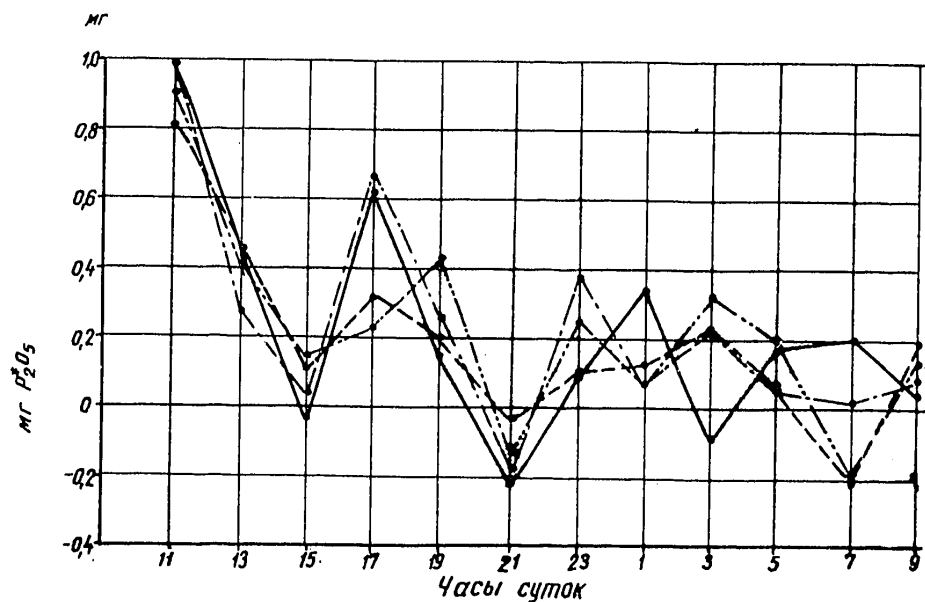


Рис.1. Поглощение и выделение меченых фосфатов фасолью, выращенной на коротком и длинном дне. На оси ординат - количества P_2O_5 , поглощенной или выделенной за 2-часовые промежутки. 1 и 2 - растения освещались с 6 до 18 часов; 3 и 4 - растения освещались с 6 до 22 часов. Анализ при тех же режимах освещения.

-20-

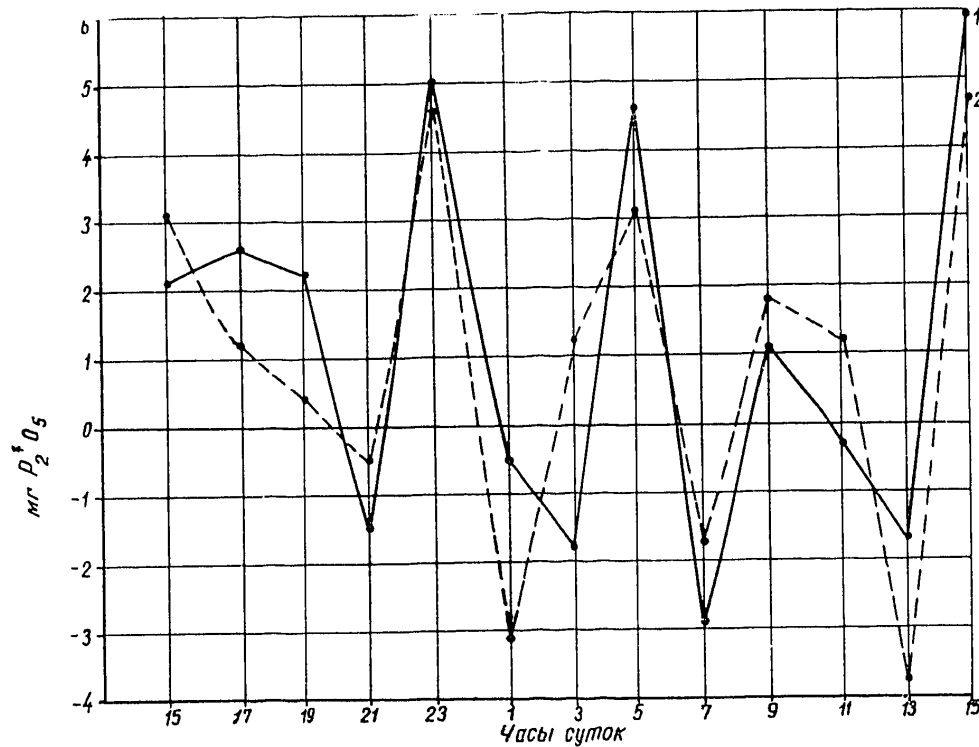


Рис.2. Поглощение и выделение меченых фосфатов подсолнечником, выращенном на 12-часовом и непрерывном освещении. На оси ординат - количества P_2O_5 , поглощенной или выделенной за 2-часовые промежутки. 1 - растения освещались с 7 до 19 час. 2 - непрерывное освещение. Анализ при тех же режимах освещения.

-21-

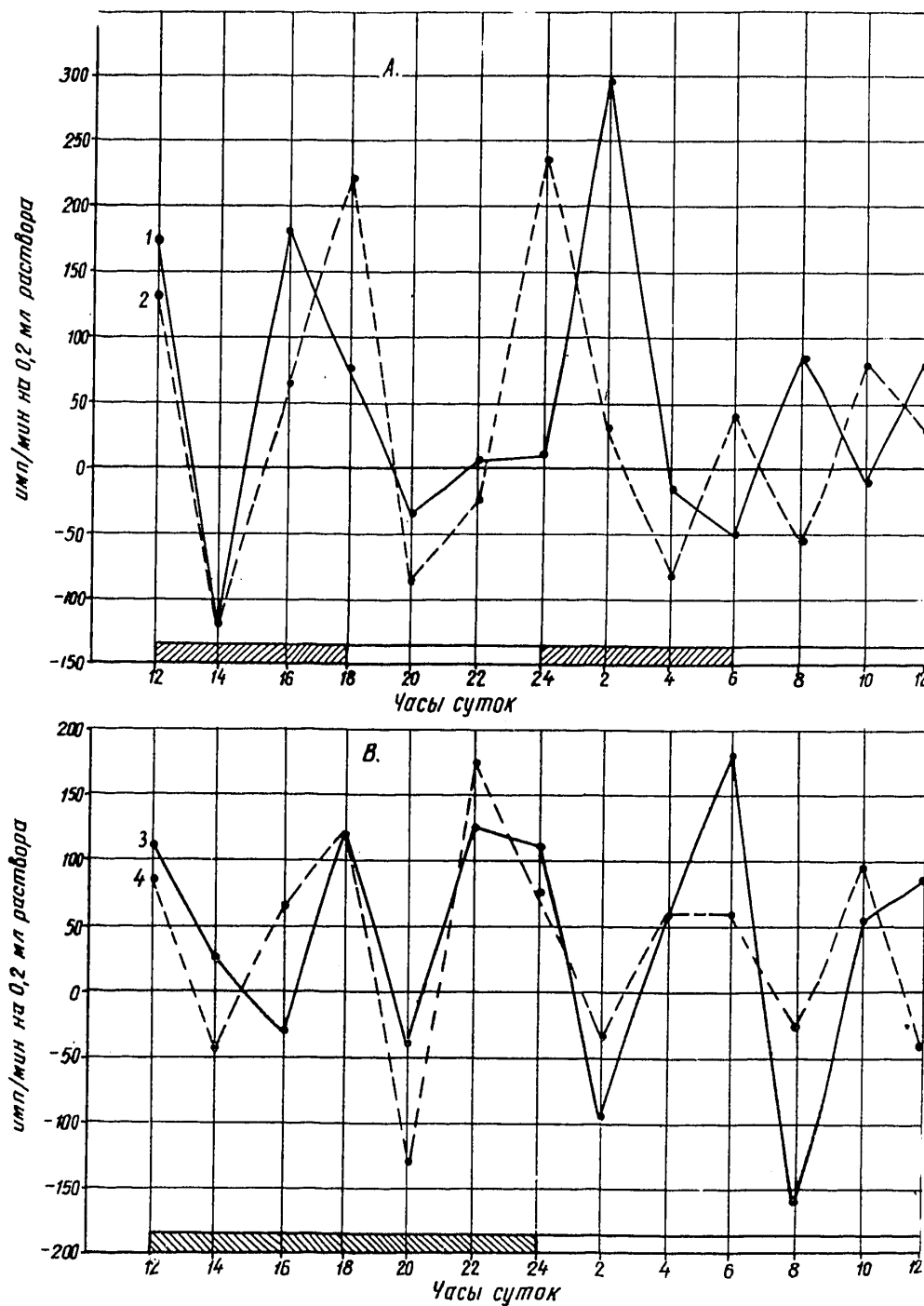


Рис. 3. Поглощение и выделение меченых фосфатов фасолью, выращенной при смене света и темноты через 6 часов (А) и через 12 часов (В). На оси ординат - изменения активности питательного раствора через каждые 2 часа. 1 и 2 - растения освещались с 6 до 12 и с 18 до 24 часов; 3 и 4 - растения освещались с 0 до 12 часов. Анализ при непрерывном освещении.

-22-

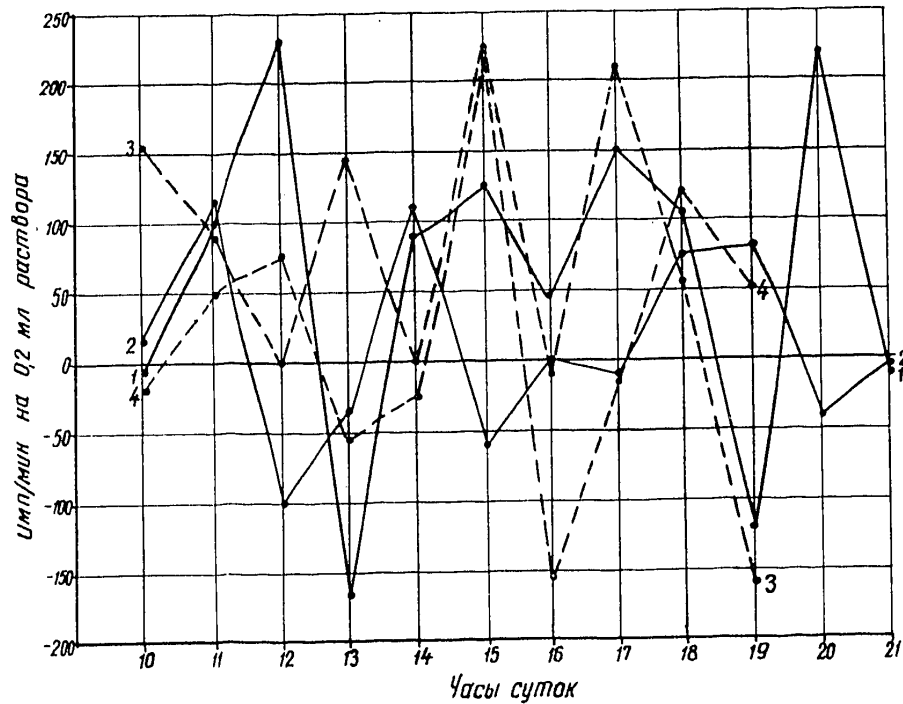


Рис.4. Поглощение и выделение меченых фосфатов и сульфатов фасолью. На оси ординат - изменения активности питательного раствора через каждый час.
 1 - поглощение и выделение фосфатов и 2 - поглощение и выделение сульфатов одним растением;
 3 - поглощение и выделение фосфатов и 4 - поглощение и выделение сульфатов другим растением.

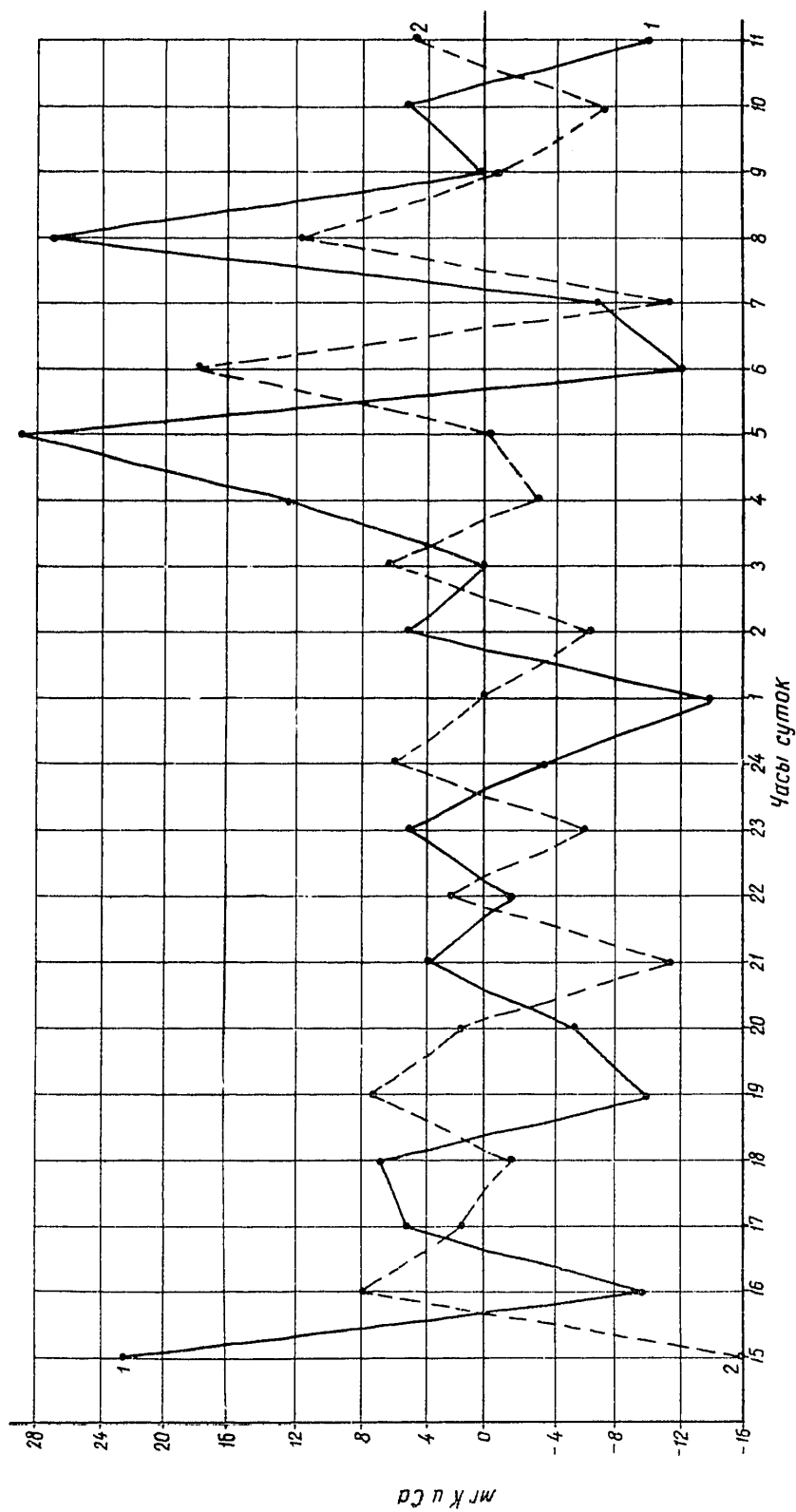


Рис.5. Поглощение и выделение калия и кальция подсолнечником. На оси ординат - количества калия и кальция, поглощенных или выделенных за часовые промежутки. 1 - калий и 2 - кальций.

-24-

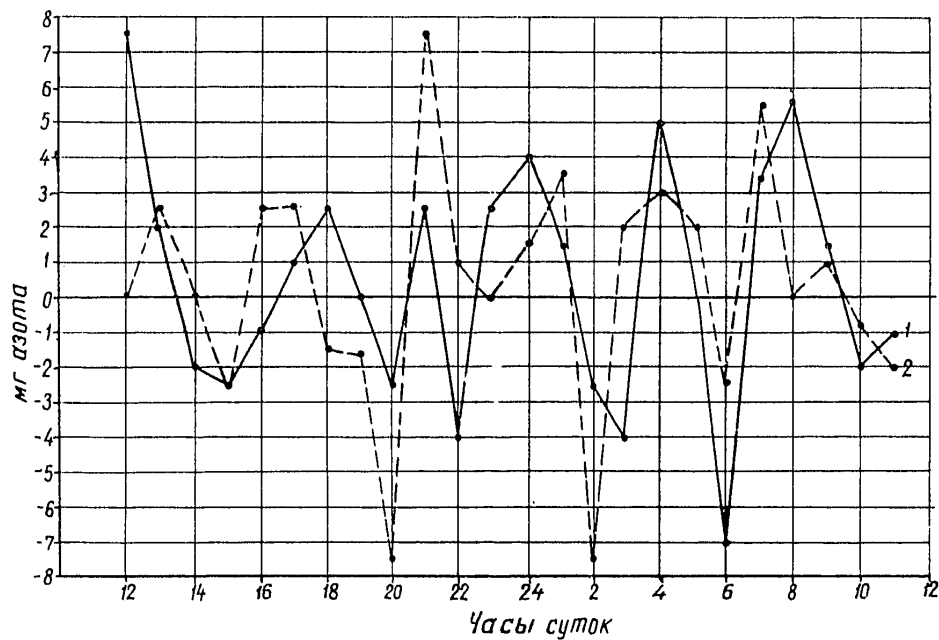


Рис.6. Поглощение и выделение нитратов подсолнечником.
На оси ординат - количества азота, поглощенного или выделенного за часовые промежутки.
1 и 2 - параллельные растения.

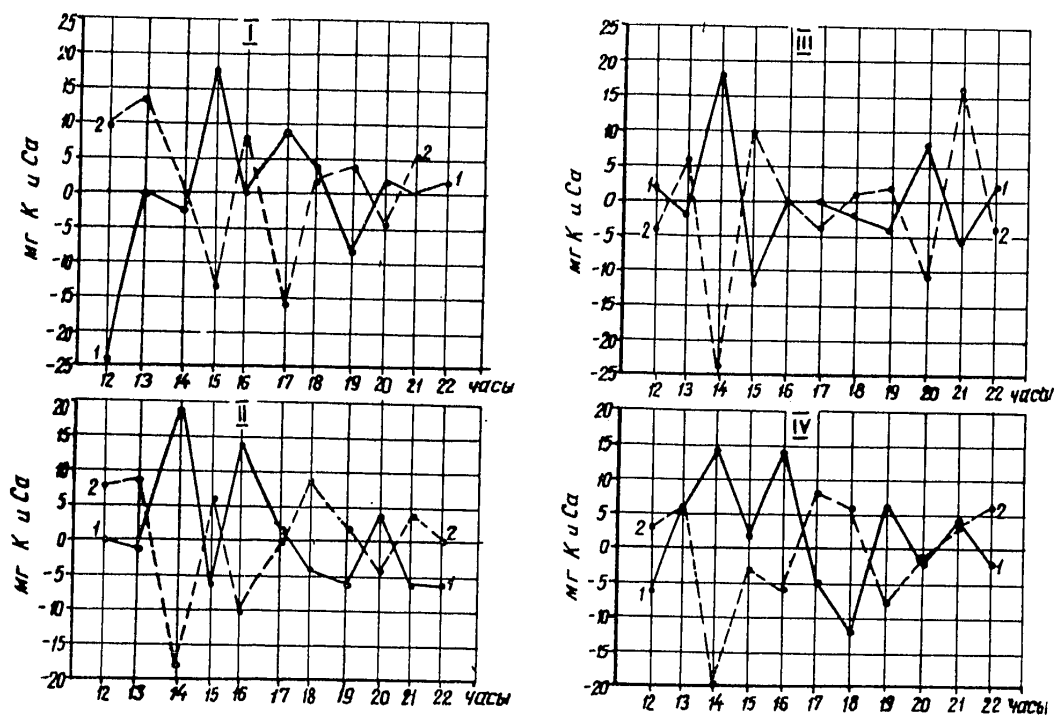


Рис.7. Поглощение и выделение калия и кальция подсол-
нечником при различной температуре питательной
смеси (в мг за 1 час) I - 5-10°; II - 15-18°;
III - 25° и IV - 35°; 1 - калий, 2-кальций

26-

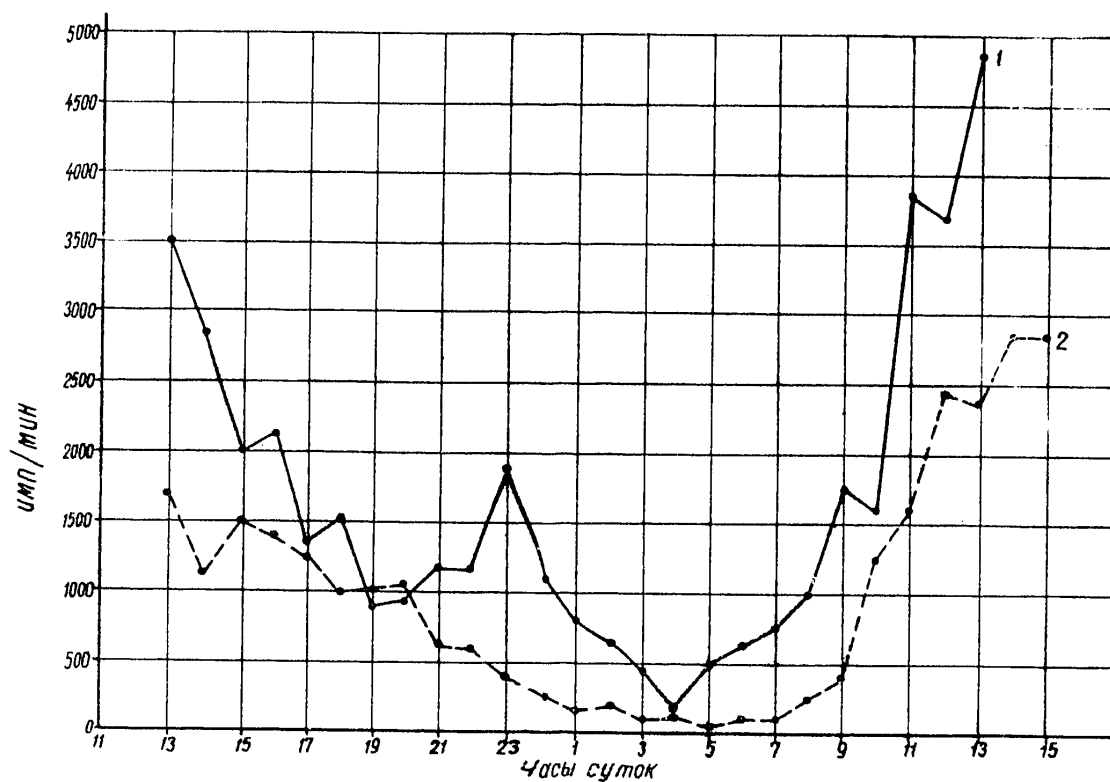


Рис.8. Суточный ритм выделения меченых фосфатов с пасекой фасоли (1) и меченых сульфатов с пасекой подсолнечника (2). На оси ординат - активности пагоки в имп/мин, собранной за 1 час.

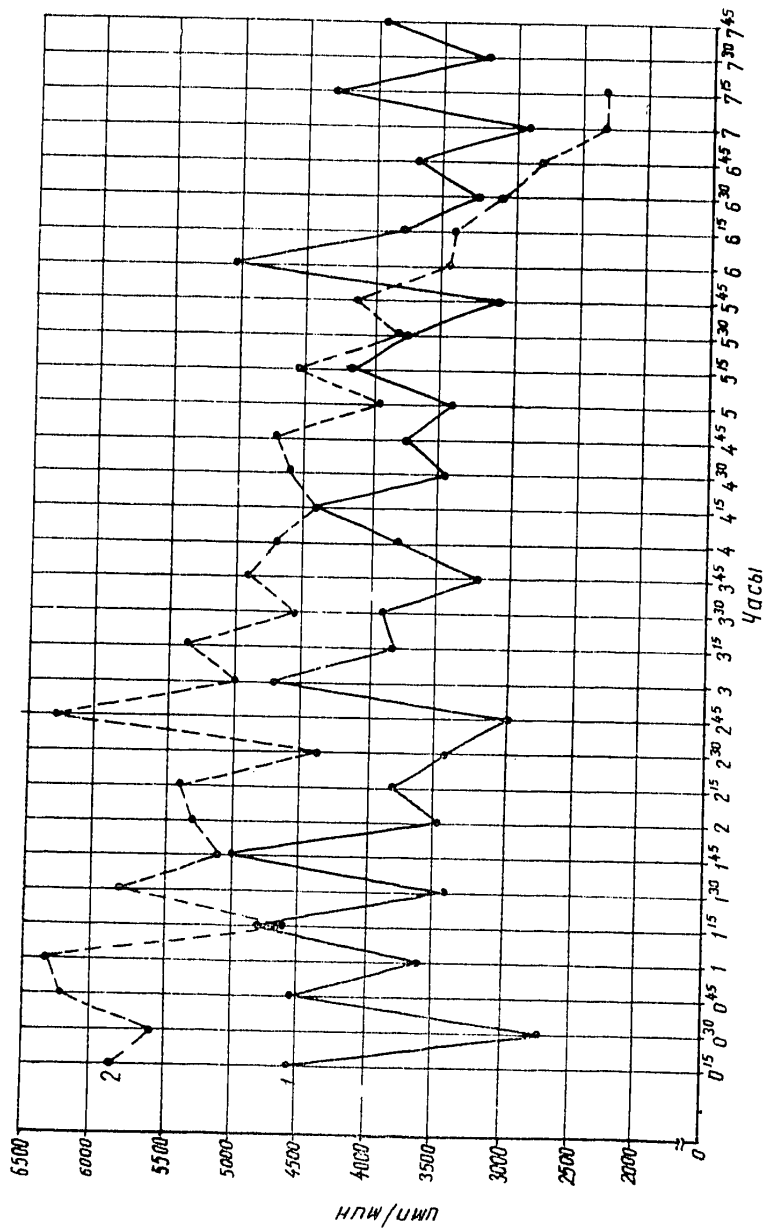


Рис.9. Пульсация в выделении меченых фосфатов (1) и меченых сульфатов (2) с пасокой подсолнечника. На оси ординат - активности пасоки, собранной за 15 мин.

-28-

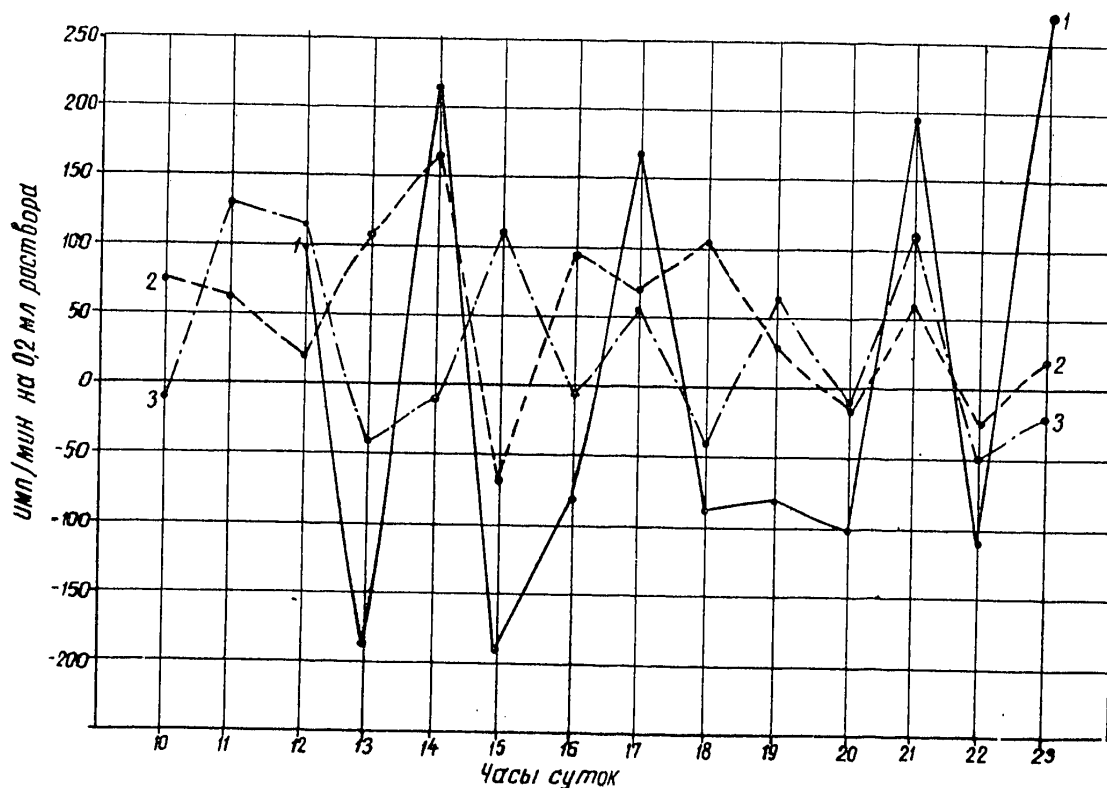


Рис. 10. Поглощение и выделение меченых фосфатов фасолью из питательных растворов с разным катионным составом. На оси ординат - изменения активности питательных растворов за часовые промежутки. 1 - в растворе калий и аммоний; 2 - в растворе кальций и аммоний; 3 - смесь Кнопа (контроль).

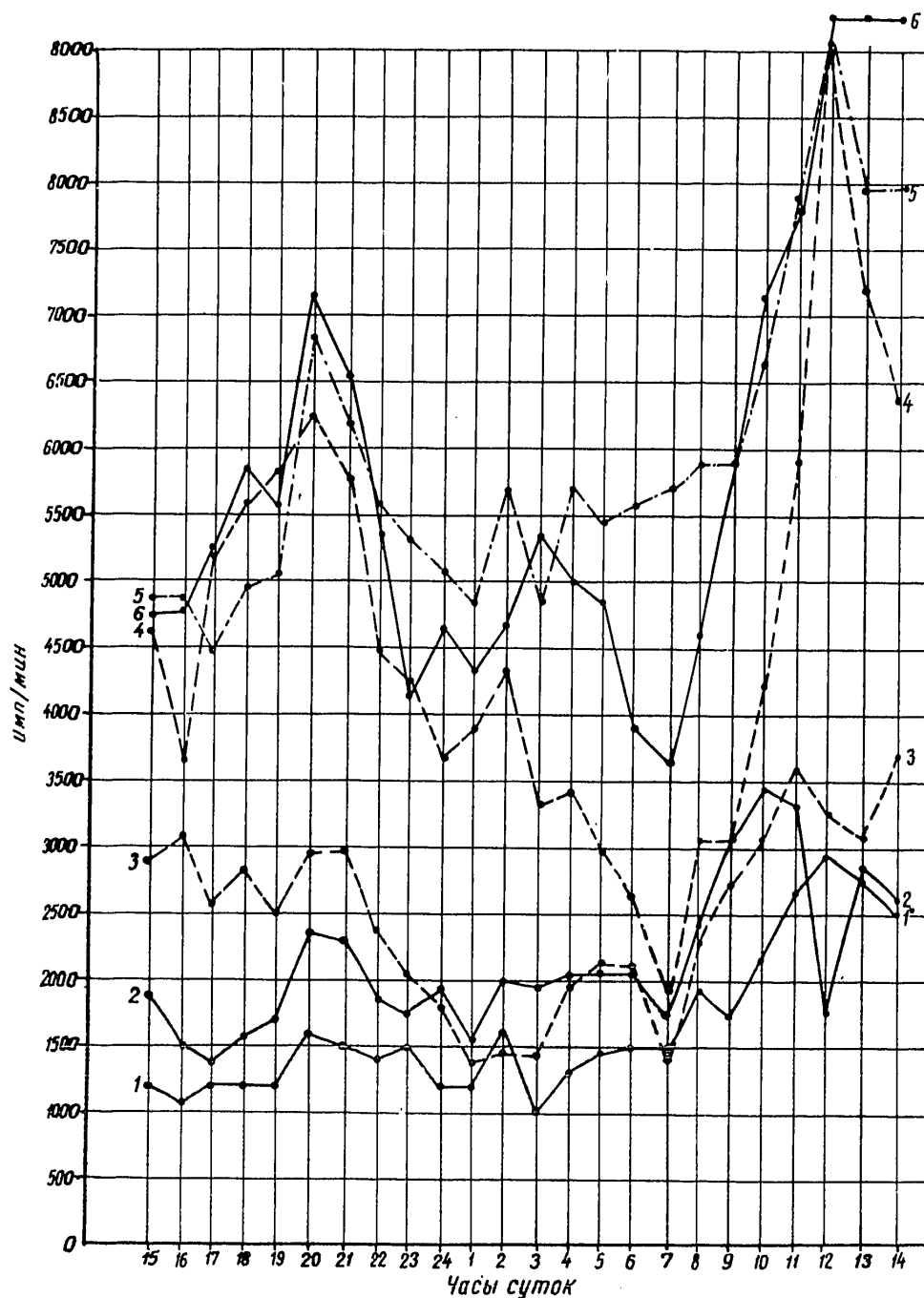


Рис.11. Суточный ритм выделения меченых фосфатов с пасочкой подсолнечника при разном катионном составе питательных растворов. На оси ординат - активности пасочки, собранной за 1 час. 1-5 опытные варианты, 6 - контроль. Отношение одновалентных катионов к двухвалентным в растворах: 1 - ∞ ; 2 - 8,0; 3- 2,6; 4- 1,25; 5- 0,8 и 6- 0,74.

-30-

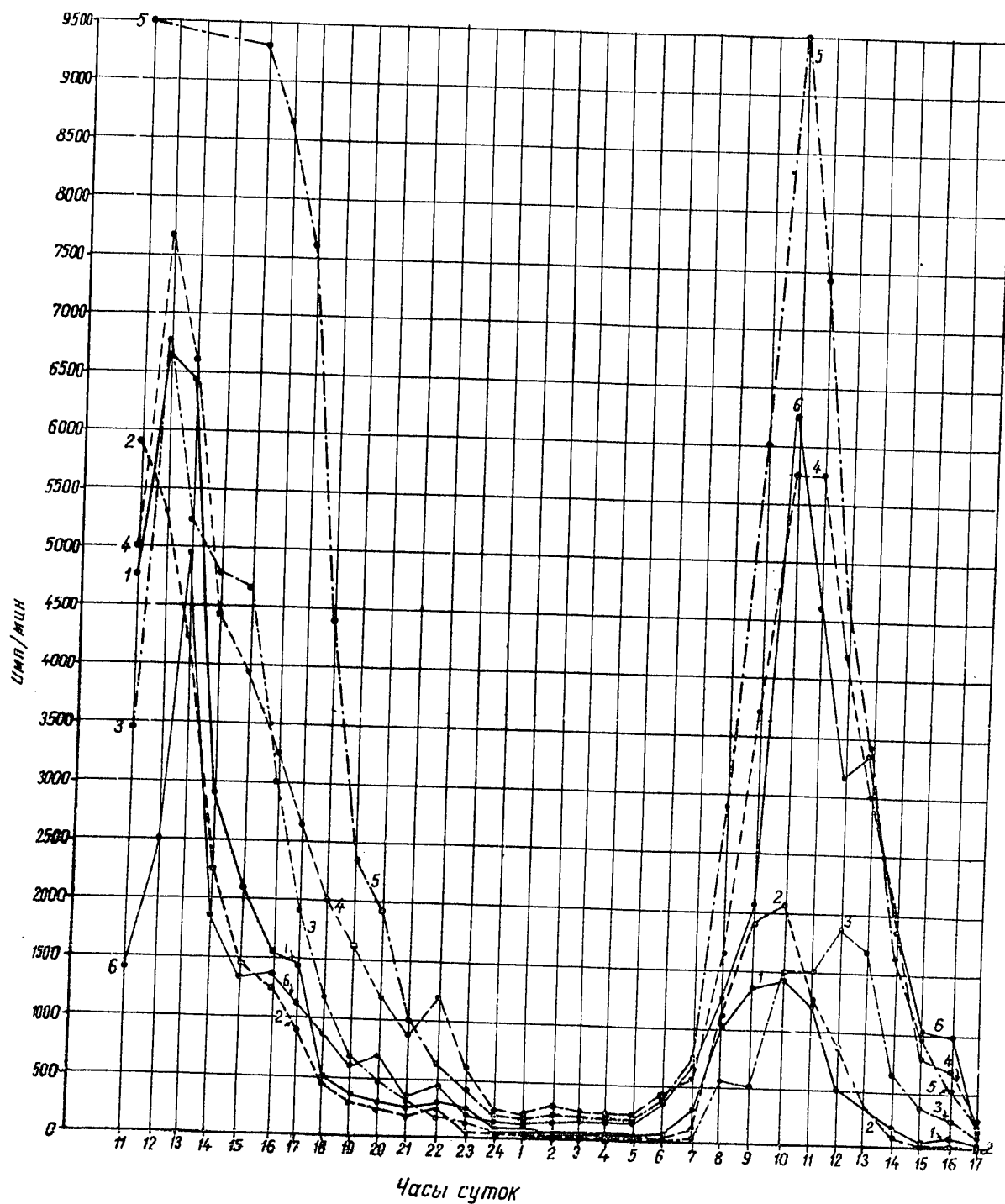


Рис.12. Суточный ритм выделения меченых фосфатов с пасоккой фа-
соли при разном катионном составе питательных растворов.
На оси ординат - активности пасоки, собранной за 1 час.
1-5 опытные варианты, 6 - контроль. Отношение одновалентных катионов к двувалентным: 1 - ∞ ; 2-8,0;
3- 2,6; 4- 1,25; 5- 0,8 и 6 - 0,74.

-31-

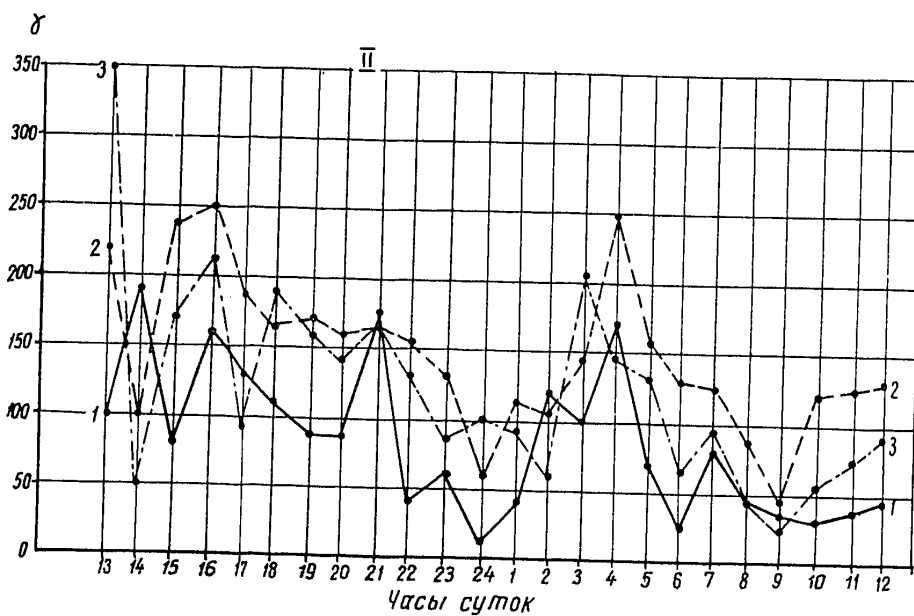
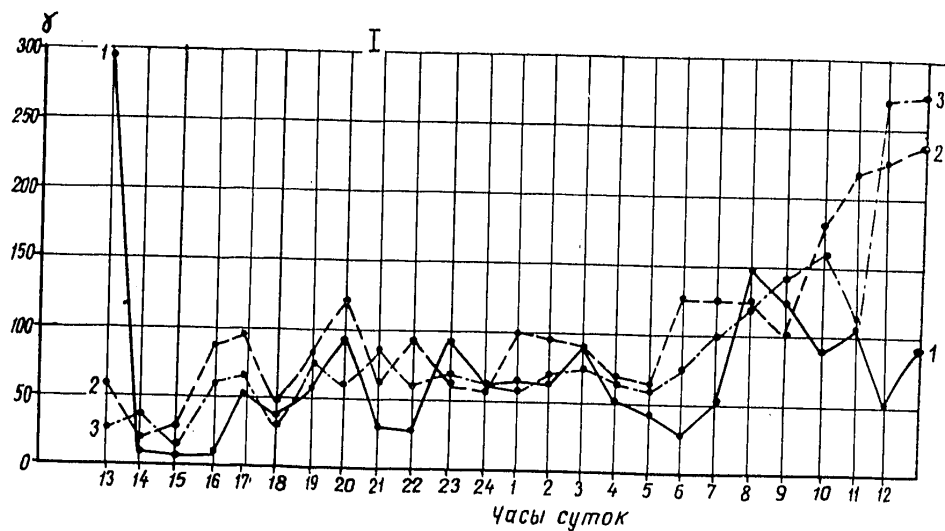


Рис.13.Выделение калия с пасокой фасоли (I) и подсолнечника (II) при разном катионном составе питательных растворов. На оси ординат - количества калия в пасоке, собранной за 1 час. 1-калий и аммоний, 2-калий, кальций и аммоний, 3-кальций и аммоний.

-32-

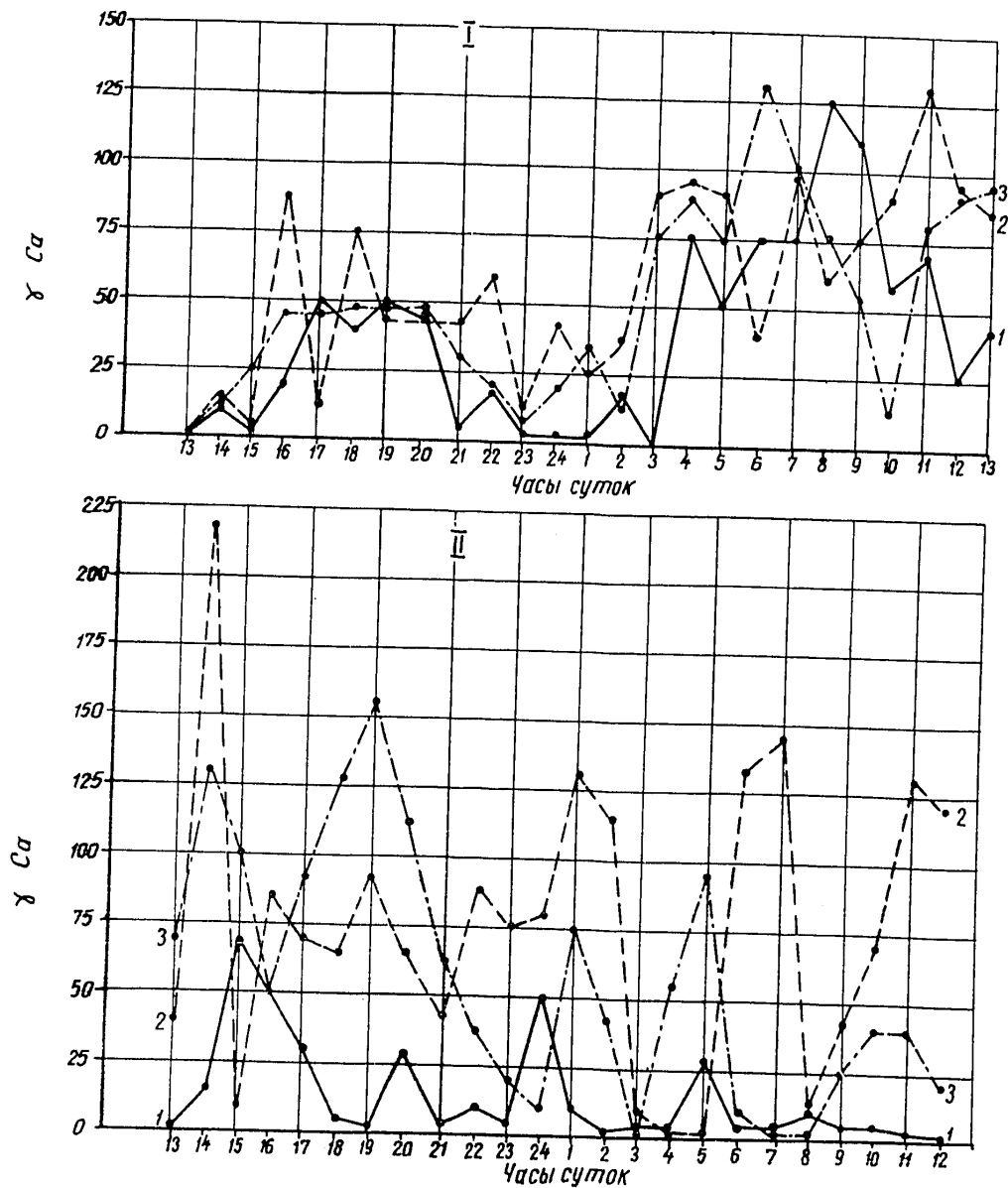


Рис. 14. Выделение кальция с пасокой фасоли (I) и подсолнечника (II) при разном катионном составе питательных растворов. На оси ординат - количества кальция в пасоке, выделенной за 1 час. 1 - в растворе калий и аммоний, 2 - калий, кальций и аммоний, 3 - кальций и аммоний.

-33-

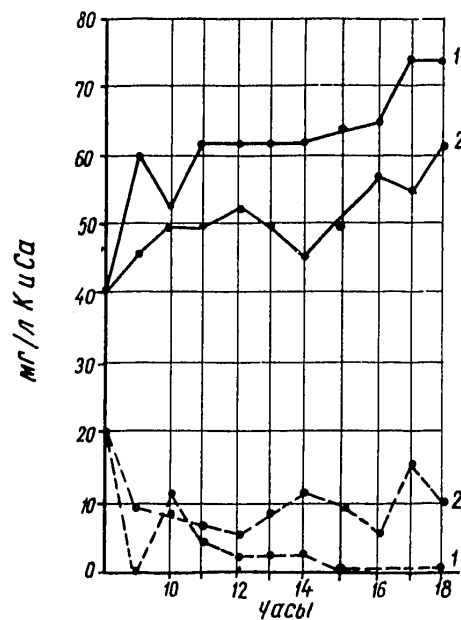


Рис.15. Влияние хлористого кадмия на поглощение и выделение калия и кальция подсолнечником (из смеси растворов хлористых солей калия и кальция). — содержание калия в растворе в мг/л; ---- содержание кальция в растворе в мг/л; 1 — хлористый кадмий $10^{-3}M$ и 2 — хлористый кадмий $0,5 \cdot 10^{-3}M$

- 34 -

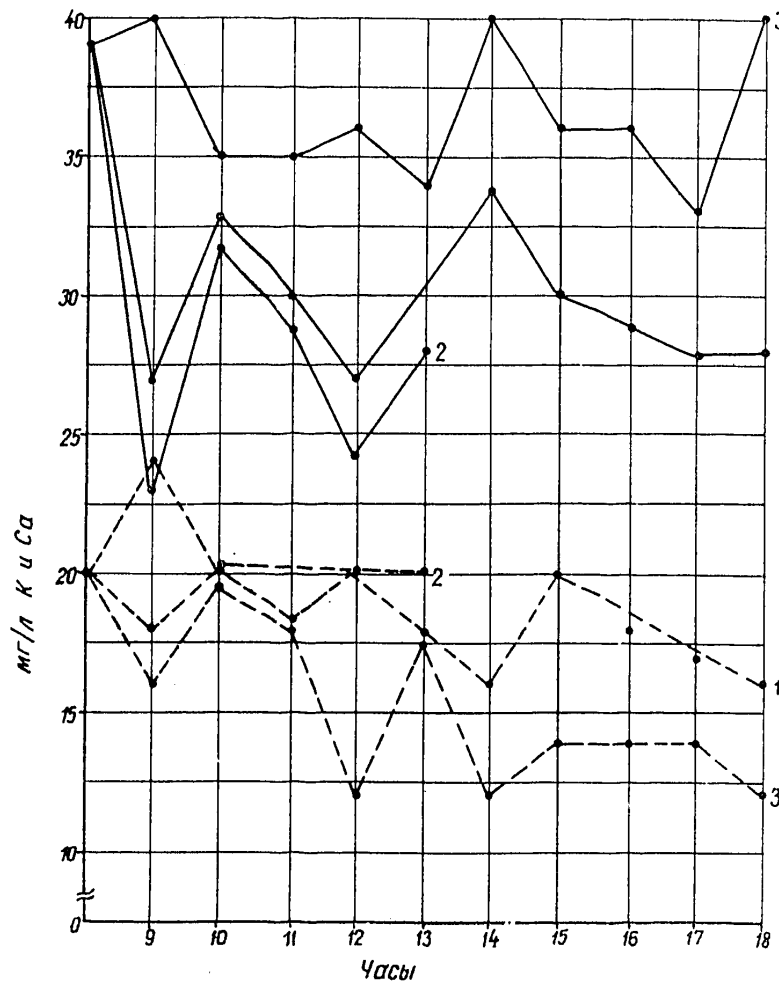


Рис.16. Влияние хлористого кадмия на поглощение и выделение калия и кальция фасолью (из смеси растворов хлористых солей калия и кальция). — содержание калия в растворе в мг/л; ---- содержание кальция в растворе в мг/л; 1 - без хлористого кадмия, 2 - хлористый кадмий 10^{-5} М и 3 - хлористый кадмий 10^{-3} М

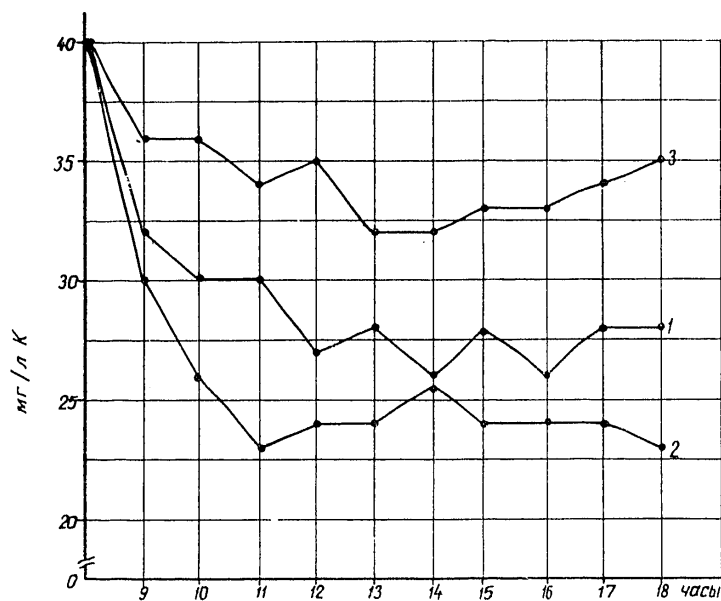


Рис. 16а. Влияние хлористого кадмия на поглощение калия фасолью из раствора хлористого калия. Содержание калия в растворе в мг/л: 1 - без хлористого кадмия, 2 - хлористый кадмий $10^{-5}M$ и 3 - хлористый кадмий $10^{-3}M$